PATRÓN COPULATORIO Y SISTEMA DE APAREAMIENTO EN AKODON AZARAE (RODENTIA, MURIDAE)

Olga V. Suárez ¹ Fernando O. Kravetz ¹

ABSTRACT

COPULATORY PATTERN AND MATING SYSTEM OF AKODON AZARAE (RODENTIA, MURIDAE). The copulatory pattern of Akodon azarae (Fisher, 1829) is described to characterize the mating system of the species. The experimental animals were mated only once and each experience finished after half an hour without an intromission. The results showed a basic copulatory pattern markedly stereotyped, with multiple intromissions and low frequency of ejaculation. During the copulation A. azarae demonstrated shorter intromission latencies and greater resistance from female to the male than the observed in monogamous species. A. azarae did not show post-ejaculatory interaction between female and male. Observations support the hypothesis that A. azarae presents a mating system with polygamous features.

KEYWORDS. Rodentia, Akodon azarae, copulatory pattern, mating system.

INTRODUCCIÓN

Akodon azarae (Fisher, 1829) es un pequeño roedor múrido de amplia distribución geográfica en Sudamérica y que utiliza hábitats variados (pajonales, pastizales, campos de cultivos y sus bordes). Es encontrado en Paraguay, Uruguay, sudoeste de Brasil y en la Argentina se distribuye desde el norte hasta el centro del país (QUINTANILLA et al., 1973; HONACKI et al., 1982).

Debido a la dificultad que presentan los pequeños mamíferos para poder determinar en poblaciones naturales su sistema de apareamiento estos son inferidos a partir de observaciones indirectas. En *A. azarae*, las bajas frecuencias de capturas heterosexuales (Bonaventura et al., 1992) y la escasa superposición en el área de actividad entre machos y hembras residentes durante la estación reproductiva (Zuleta, 1989) permitieron caracterizar su sistema de apareamiento como promiscuo-polígamo. Asimismo, experiencias realizadas bajo condiciones de laboratorio han mostrado que los machos no participan del cuidado parental siendo las hembras las que se ocupan exclusivamente

^{1.} Depto. Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4to. Piso (1428), Buenos Aires, Argentina. E-mail: osuarez@biolo.bg.fcen.uba.ar

del cuidado de las crías durante la gestación y lactancia (Suárez, 1996).

Diversos autores señalan que en pequeños roedores existe una estrecha relación entre sistema de apareamientos y patrón copulatorio. Se ha descripto en especies poligámicas menor latencia hasta la primer penetración vaginal (penetraciones sin eyaculación), períodos inter-penetración más cortos que en especies monogámicas y un comportamiento más activo de la hembra en determinar el cese de la cópula (Dewsbury, 1970; 1971; Gray & Dewsbury, 1975; Dewsburi & Hodges, 1981; Yunes & Castro Vasquez, 1992). Dado que cada sistema de apareamiento presenta un patrón copulatorio particular, este trabajo tiene como objetivo a partir de la descripción cuali y cuantitativa del patrón copulatorio de *Akodon azarae* poder caracterizar su sistema de apareamiento.

MATERIALY MÉTODOS

Machos y hembras adultos de *Akodon azarae* fueron capturados entre Septiembre de 1992 y Marzo de 1993 en la localidad de D. Gaynor, Prov. de Buenos Aires (34°08' S y 59°14' W), Partido de Exaltación de la Cruz, Argentina.

Los apareamientos se desarrollaron seguidamente a la captura de los individuos en clausuras experimentales construidas en un ambiente externo expuesto a los cambios diarios y estacionales de las condiciones ambientales (fotoperíodo, temperatura, humedad). Las clausuras estuvieron integradas por cuatro cajas cuadradas de vidrio de 30 x 30 x 20 cm cada una interconectadas por tubos de alambre tejido (tipo mosquitero) de 5 cm de diámetro y 285 cm de largo. En cada caja se dispuso un lecho de tierra no tamizada de 10 cm de alto y restos vegetales para favorecer la construcción de cuevas y/o nidos. La dieta consistió de semillas de maíz; girasol y germen de trigo e insectos asociados a la cobertura verde.

Los animales que conformaron cada pareja fueron elegidos al azar y utilizados en único ensayo. Cada experiencia se inició con la introducción simultánea de la pareja a aparear en las cajas experimentales y se consideró finalizada luego de 30 minutos sin registros de comportamientos copulatorios. La ausencia de conductas copulatorias durante este período es considerado como criterio de saciedad sexual en los machos (Dewsbury, 1970). Se realizaron 20 experiencias observándose comportamientos copulatorios en el 50% de los casos, los animales en los cuales no se observó conducta de apareamiento fueron excluidos del análisis.

Se adaptaron para ser usadas en *A. azarae* las medidas cuantitativas de comportamiento copulatorio usadas en roedores múridos (Dewsbury, 1970; 1971; 1975). Cada experiencia de apareamiento se dividió en 5 intervalos iguales de tiempo $(Q_1 \text{ a } Q_5)$. La toma de datos cuantitativos se inició a partir de la introducción de la pareja en la clausura (Q_1) y finalizó con el registro de la última penetración vaginal y eyaculación (Q_5) . Las medidas empleadas fueron: latencia de penetración luego del inicio de la experiencia (LP); frecuencia de penetracións por intervalo (FP); tiempo promedio inter-penetración por intervalo (TPIP); frecuencia de montas sin penetración vaginal; latencia y frecuencia de eyaculación.

El patrón de conductas copulatorias fue descripto siguiendo la clasificación de Dewsbury (1967) y adaptadas al comportamiento de esta especie (tab. I). La clasificación consiste en 9 categorías comportamentales mutuamente excluyentes. Cada experiencia fue dividida en 4 intervalos (I_1 - I_4) a partir de la introducción de la pareja en la clausura (I_1) y finalizando luego del período refractario post-eyaculatorio (I_4). En cada intervalo se registró la cantidad de tiempo que cada animal permaneció desarrollando cada categoría comportamental.

Los intervalos definidos en el análisis cualitativo se relacionan con los cinco intervalos considerados en el análisis cuantitativo de la siguiente manera: $I_1=Q_1$ e $I_2=Q_2+Q_3$, ambos intervalos comprenden el período pre-eyaculatorio; I_3 corresponde al período eyaculatorio e incluye a Q_4+Q_5 . El último intervalo, I_4 , describe el comportamiento de la pareja durante el período refractario post-eyaculatorio.

RESULTADOS

Descripción del patrón motor básico. El macho monta a la hembra por detrás mientras ésta adopta una postura corporal de lordosis caracterizada por una leve elevación del perineo. Durante la monta, el macho realiza una serie de rápidos y breves

Tabla l. Categorías comportamentales utilizadas en la descripción cualitativa del patrón de cópula en Akodon azarae.

Categorías comportamentales cualitativas	Descripción del comportamiento			
Persecución para montar	Comportamiento en el cual el macho sigue a la hembra y está permanentemente orientado hacia la persecución de ella (machos solamente).			
Corridas	Comportamiento en el cual la hembra corre perseguida por el macho (hembras solamente).			
Comportamiento locomotor- exploratorio	Comportamiento en el cual el animal se mueve y se desplaza en las cajas independientemente del otro individuo (machos y hembras).			
Acicalamiento genital	Acicalamiento y manipulación de la región genital con la boca o patas delanteras (machos y hembras).			
Acicalamiento	Acicalamiento de cualquier parte del cuerpo que no incluya la región genital (machos y hembras).			
Olfateo de la pareja	Comportamiento en el cual un animal se aproxima al otro y permanece olfateando orientado hacia su pareja (machos y hembras).			
Permanecer quieto	Conducta de inmovilidad (machos y hembras).			
Defensa	Conducta agresiva hacia el macho, a veces con movimiento de boxeo con patas anteriores y emitiendo vocalizaciones (hembras).			
Lordosis	Arqueo de la parte posterior del cuerpo de la hembra que se desarrolla durante la monta, penetración vaginal y/o eyaculación del macho (hembras).			

movimientos pélvicos asido de los flancos de la hembra. Si el macho no alcanza penetración vaginal, el patrón motor comprende sólo la monta de la hembra. La penetración vaginal se caracteriza por una serie de movimientos pélvicos intravaginales y profundos realizados por el macho con una frecuencia aproximada de 1 por segundo. En todos los apareamientos se registró que, en promedio, la última penetración es de mayor duración, caracterizándose particularmente por cambios en el comportamiento de la pareja. El macho realiza durante la última penetración movimientos más profundos y espasmódicos con las patas traseras y la región pélvica, siguiendo inmediatamente un breve período de inmovilidad (2-3 seg.) en el cual el macho permanece fuertemente asido a los flancos de la hembra. Asimismo, en único caso se observó que luego del período de inmovilidad la pareja cayó lateralmente permaneciendo el macho agarrado a la hembra. Este comportamiento podría ser el resultado de la ocurrencia de traba peneano-vaginal luego de la eyaculación. Estas observaciones permiten suponer entonces que en *A. azarae* la eyaculación sea única y se produzca en la última penetración.

Tabla II: Frecuencia promedio de penetraciones vaginales (FP) y tiempo (seg.) promedio inter-penetraciones (TPIP) en *Akodon azarae* para cada intervalo de latencia de eyaculación (N=10).

Intervalos	Q_{i}	Q_2	Q_3	Q_4	Q_5
FP	2.8 ± 1.6	$1,6 \pm 0,8$	0.6 ± 0.4	$1,2 \pm 0,9$	$2,0 \pm 1,2$
TPIP	$132,2 \pm 38,7$	177,8 ± 137	159,6 ± 144	$283,6 \pm 228$	$455,8 \pm 273$

Medidas cuantitativas de cópula. La latencia media de penetración vaginal luego de la introducción de la pareja fue 1296±277 seg. con una frecuencia promedio de 8,4±1,9 penetraciones por cópula. La frecuencia de montas sin penetración fue en promedio de 1,4±0,4 por apareamiento y la latencia promedio de eyaculación se registró en 3608±1424 seg.

La frecuencia de penetración presentó variaciones durante el comportamiento copulatorio alcanzando valores máximos al inicio (Q_1) y al final (Q_5) y valores más bajos en el período intermedio del apareamiento (Q_3) (tab. II). El tiempo promedio de inter-penetraciones fue incrementando secuencialmente con el progreso del apareamiento (F=4,733; gl=4;36; P<0,05) siendo máximo al final $(Q_1 < Q_5;$ Newman-Keuls P<0,05) (tab II). Estos resultados podrían reflejar el agotamiento físico de los animales durante el transcurso del apareamiento, al inicio (Q_1) el número de penetraciones fue elevado (2,8) y las penetraciones vaginales se suceden a cortos intervalos de tiempo (132,2) seg.). A medida que progresa el apareamiento hacia Q_3 el número de penetraciones disminuyó alcanzando una frecuencia mínima en ese intervalo (0,6). A partir de Q_3 y hacia Q_5 , el número de penetraciones aumentó progresivamente pero sucediendo a períodos más espaciados en el tiempo.

Patrón comportamental de cópula. Las conductas registradas tanto en machos como en hembras durante el período de latencia de eyaculación (I₁, I₂ e I₃) y posteyaculatorio (I₄) difirieron marcadamente (figs. 1, 2). Durante los 3 primeros intervalos se observó una intensa y creciente persecución de la hembra por el macho, acompañado de conductas de reconocimiento mediante olfateo de la pareja. La posición de lordosis en la hembra aumentó a medida que se incrementaron la frecuencia de penetraciones, observándose particularmente en los machos un mayor acicalamiento del área genital luego de cada penetración vaginal. Durante el intervalo post-eyaculatorio (I₄), algunas de las conductas asociadas a la estimulación y conducta copulatoria disminuyeron (persecución de la hembra, corridas, acicalamiento genital en los machos y olfateo de la pareja) y otras conductas desaparecieron (lordosis, acicalamiento genital de la hembra), mientras que se incrementó los registros de frecuencia de reposo en el macho y de exploración. La conducta defensiva de la hembra aumentó progresivamente durante el apareamiento, registrándose durante el período post-eyaculatorio el máximo desarrollo de conductas agresivas y defensivas evitando el acercamiento del macho.

DISCUSIÓN

Akodon azarae reveló, a semejanza de otras especies de roedores múridos, un patrón motor copulatorio básico altamente estereotipado con múltiples penetraciones, baja frecuencia de eyaculación y por una ocurrencia ocasional de traba peneano-vaginal

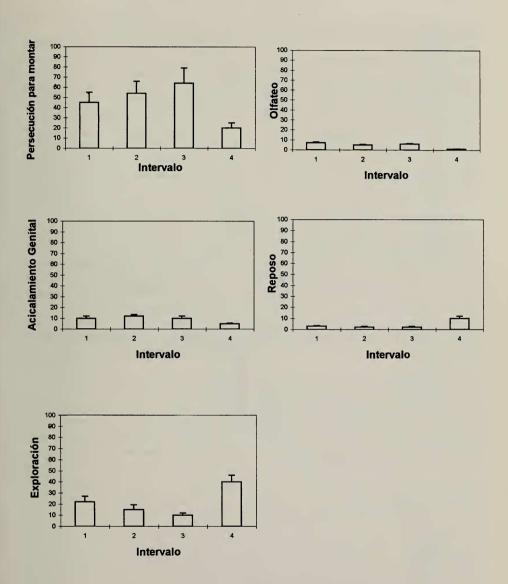


Fig. 1. Patrón comportamental de cópula en machos de *Akodon azarae*. Porcentaje de cada una de las 5 categorías de comportamiento en función de intervalos de tiempo. Intervalos 1 y 2 = pre-eyaculatorios; intervalo 3 = eyaculatorio e intervalo 4 = post-eyaculatorio.

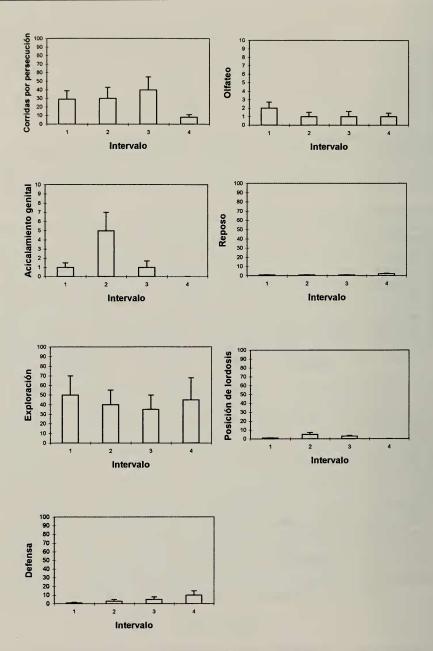


Fig. 2. Patrón comportamental de cópula en hembras de *Akodon azarae*. Porcentaje de cada una de las 7 categorías de comportamiento en función de intervalos de tiempo. Intervalos 1 y 2 = pre-eyaculatorios; intervalo 3 = eyaculatorio e intervalo 4 = post-eyaculatorio.

luego de la eyaculación.

GRAY & DEWSBURY (1975) consideran que detectar importantes cambios comportamentales es un buen registro de mecanismos eyaculatorios. En este trabajo, la eyaculación fue asociada a un cambio en el comportamiento copulatorio de los animales. En particular, se relacionó la existencia de eyaculación con una mayor duración del tiempo en que el macho permanece montado sobre la hembra sin realizar movimientos de émbolo y a la ausencia posterior de acicalamiento genital, según DEWSBURY(1970), esta última conducta podría actuar de estímulo para la cópula. Se especula que la existencia de múltiples penetraciones en *A. azarae* podrían actuar como mecanismo para gatillar la eyaculación. Asimismo, la baja frecuencia de eyaculación registrada podría ser consecuencia de un incremento en la resistencia de la hembra hacia el macho a medida que avanza el apareamiento, siendo máxima luego de la eyaculación. Este comportamiento de resistencia de la hembra concuerda con observaciones realizadas en especies con sistema de apareamiento poligámico (DEWSBURY, 1970).

El análisis de la variación de las frecuencias de penetraciones vaginales durante la cópula mostró una disminución progresiva en el número de penetraciones hacia el tercer intervalo para luego incrementar su frecuencia hacia el final de la cópula pero a intervalos de tiempos interpenetración más largos. Penetraciones más espaciadas en el tiempo podrían indicar agotamiento físico en el macho o un aumento progresivo en la resistencia de la hembra. Sólo los machos que presenten mejor condición física lograran un mayor numero de penetraciones hacia el final del apareamiento momento en el cual se produciría la eyaculación. Dicha variabilidad entre los machos se manifiestó en el aumento de la dispersión en los registros de TPIP a medida que progresó la experiencia. Este mecanismo permitiría que sólo los machos vigorosos presenten un mayor éxito reproductivo.

El cese de la cópula puede ser caracterizado desde el punto de vista comportamental por una ausencia total durante el período post-eyaculatorio de interacción macho-hembra. Durante éste período se registró mayor proporción del tiempo asignado al reposo en los machos, y a actividades exploratorias en las hembras. Sin embargo, no se descarta un efecto de cópula dependiente de la hembra, el macho podría perder interés por la hembra después de copular pero reiniciaría un nueva serie de apareamientos con otra, hipótesis que debería ser testeada.

Comparando el patrón copulatorio de *A. azarae* con el de otras especies, se observó que el tiempo de latencia hasta la primer penetración vaginal en *A. azarae* (1296 seg.) fue mayor que en *Microtus pennsylvanicus* (Ord, 1815)(132±19,56 seg.) (Gray & Dewsbury, 1975) y *Oryzomys palustris* (Harlan, 1837) (267±39,45 seg.) (Dewsbury, 1970) pero menor que otras especies con sistemas de apareamiento monogámico tal como *Peromyscus polionotus subgriseus* (Wagner, 1843) (2500±369,25 seg.) (Dewsbury, 1971). Si bien estas comparaciones pueden ser erróneas por existir diferencias en el tamaño de los sistemas de experimentación (las cajas estándar de experimentación miden en general 51x56x36 cm), es de destacar que en un sistema experimental de mayor tamaño, como el utilizado en este estudio, *A. azarae* presentó menor tiempo de latencia que una especie monogámica.

La existencia de poligamia en A. azarae también fue sugerida en relación a las características sociales de la especie. Siendo Microtus pennsylvanicus descripta como

una especie poligámica (Madison 1980), diversos autores la han considerado como un referente para A. azarae debido que ambas especies comparten ciertos rasgos descriptivos de su comportamiento social. Hembras que compiten con otras hembras por la adquisición y defensa de un territorio y machos que compiten con otros para aparearse durante la temporada reproductiva (Zuleta, 1989; Bonaventura et al., 1992); baja frecuencia capturas heterosexuales y escasa superposición en el área de acción entre machos y hembras residentes sugiriendo ausencia de parejas estables durante la estación reproductiva (Bonaventura et al., 1992) y actividades parentales de cuidado de la progenie desarrolladas exclusivamente por las hembras (Suárez, 1996).

En síntesis, de acuerdo a los resultados de este estudio el patrón copulatorio *A. azarae* mostró, menor tiempo de latencia a la primer penetración vaginal y mayor resistencia de la hembra hacia al macho durante la cópula que el observado en especies monógamas y se caracterizó por presentar ausencia de interacción post-copulatoria entre macho-hembra. Las observaciones descriptas refuerzan la hipótesis que *A. azarae* presenta un sistema de apareamiento con características poligámicas.

Agradecimientos. A Gerardo Cueto y Karina Hodara (FCEN, UBA) por la lectura crítica del manuscrito. Este estudio ha sido financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Técnica (CONICET) y por la Universidad de Buenos Aires.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bonaventura, S. M.; Kravetz, F. O. & Suárez, O. V. 1992. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae*. **Mammalia**, Paris, **56**, (3): 407-416.
- Dewsbury, D. A. 1967. A quantitative description of the behaviour of rats during copulation. **Behaviour**, Noordbroek, **29**: 154-178.
- —. 1970. Copulatory behaviour of rice rats (Oryzomys palustris). Anim. Behav., London, 18: 266-275.
- —. 1971. Copulatory behaviour of old-field mice (*Peromyscus polionotus subgriseus*). Anim. Behav., London, 19: 192-204.
- —. 1975. Diversity and adaptation in rodent copulatory behavior. Science, Washington D.C., 190: 947-954.
 DEWSBURY, D. A. & HODGES, A. W. 1981. Copulatory behaviour and related phenomena in spiny mice (*Acomys cahirinus*) and hopping mice (*Notomys alexis*). J. Mammal., Provo, Utah, 68: 49-57.
- Gray, G. D. & Dewsbury D. A. 1975. A quantitative description of the copulatory behaviour of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). Anim. Behav., London, 23: 261-267.
- Honacki, J. H.; Kinman, K. E. & Koeppl, J. W. eds. 1982. Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. Lawrence, Kansas. Allen Press and Association of Systematics Collections, 694 p.
- Madison, D. M. 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. **Behav. Ecol.** Sociobiol., Heidelberg, 7:65-71
- QUINTANILLA, R. H.; RIZZO, H. F. & FRAGA, C. P. 1973. Roedores perjudiciales para el agro en la República Argentina. 2. ed. Buenos Aires, EUDEBA, 112 p.
- SUÁREZ, O. V.1996. Estrategias reproductivas y cuidado parental en Akodon azarae (Rodentia, Muridae). 215 p. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. [No publicada].
- Yunes, R. M. F. & Castro Vasquez, A. 1992. An unusual pattern of copulatory behavior in a south american cricetid rodent: Akodon molinae. J. Comp. Psychol., Washington D. C., 104: 263-267.
- ZULETA, G. A. 1989. Historia de estrategia de vida en el ratón del pastizal pampeano (Akodon azarae). 256 p. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. [No publicada].

Recebido em 11.08.1997; aceito em 16.01.1998.